

催产素对社会决策行为的影响*

张旭凯¹ 尹航¹ 李鹏² 李红^{1,2}

(¹ 辽宁师范大学脑与认知神经科学研究中心, 大连 116029)

(² 深圳大学脑功能与心理科学研究中心, 深圳 518060)

摘要 大量的研究已经证明催产素对人类社会决策起着重要的调节作用。以往研究者采用多种实验范式用于探讨催产素对社会决策的影响, 研究内容主要包括合作与保护行为、道德行为、信任行为和慷慨行为。研究者已提出三种关于催产素的可能作用机制用来解释观察到的实验结果, 三种理论各有侧重。未来的研究中应关注鼻喷催产素和受体基因多态性等生理机制、并考虑催产素影响社会决策行为的性别差异、建立更完善并可供检验的理论模型。

关键词 催产素; 合作和保护; 道德; 信任; 慷慨

分类号 B845; B849:C91

催产素作为人类进化过程中保留的神经肽, 早期对其关注点主要是在女性生产上, 尤其是泌乳和生产过程中对于子宫平滑肌的收缩作用(Dale, 1906)。后续的动物研究突破性地发现了雌性小鼠在大脑注射催产素后, 表现出对于幼崽的母性行为(Pedersen & Prange, 1979)。于是催产素在社会行为中的重要作用开始被大量科学家所重视。早期人类研究并不能精确地探讨催产素与社会行为的关系, 只能通过采用血液、尿液、唾液或者脑脊液中催产素的浓度等级来证明社会行为与催产素的相关关系(见综述: Graustella & MacLeod, 2012)。从Kosfeld, Heinrichs, Zak, Fischbacher和Fehr(2005)开始采用鼻喷催产素的方法研究外生催产素对信任行为的因果关系后, 大量采用鼻喷催产素方法研究催产素与社会行为的研究涌现, 并发现催产素增加了个体共情能力、慷慨行为、社会性记忆等(MacDonald & MacDonald, 2010)。但是, 后

续的研究发现催产素也存在“黑暗面”, 例如催产素增加不信任他人(De Dreu, Shalvi, Greer, van Kleef, & Handgraaf, 2012)和欺骗(Shalvi & De Dreu, 2014)的决策行为, 这说明催产素并不一定总是促进亲社会行为, 其中的影响因素也引起了研究者的关注。此外, 最新的研究也开始探讨基于个体差异和环境因素下催产素对社会决策行为的不同影响(Bartz, 2016; Shamay-Tsoory & Abu-Akel, 2016)。综上所述, 大量研究一致认为催产素在社会决策行为中有着重要地位(Lefevre & Sirigu, 2017), 研究催产素对于社会决策行为的影响有助于帮助我们进一步了解催产素在社会行为上的调节作用。

1 催产素简介

催产素(Oxytocin, OT)是一种包括9种氨基酸的小蛋白质分子(神经肽), 是在动物进化后所保留的神经肽, 它的作用突出表现在影响哺乳动物的社会行为和社会认知(Donaldson & Young, 2008)。在社会神经科学方面, 催产素被认为是研究社会行为最重要的化学调节器之一(Graustella & MacLeod, 2012)。催产素是在众多神经调节物质当中, 第一个能够被识别化学结构并且可以在实验室中合成的神经肽。

1.1 催产素的大脑释放模式

催产素的两种主要性质影响了催产素在大脑

收稿日期: 2017-07-06

* 国家自然科学基金项目(31671158和31671150)、广东省普通高校创新团队建设项目(2015KCXTD009和2015WTSCX094)、深圳市基础学科布局项目(JCYJ20150729104249783)、深圳大学青年教师科研启动项目(2017074)、深圳大学人文社科青年扶持项目(16QNFC51)。

通信作者: 李红, E-mail: lihongszu@szu.edu.cn

的释放模式。其一便是催产素的传递机制，包括轴突传递和树突传递的两种方式。轴突的传递包括通过大细胞神经元传递，在脑垂体后部向血液中释放催产素；还可以通过小细胞神经元传递，使得催产素能更快地进入特定的区域。树突的传递是通过“容积传输(volume transition)”，即催产素作为“信息”通过大细胞的神经元进入脑脊液循环和细胞外液(见综述 Veening, de Jong, & Barendregt, 2010)。正是因为不同的传递机制，使得催产素在时程和作用区域有很大的差异，进而导致催产素对行为影响的复杂变化。另一个影响催产素释放模式的重要原因是 G 蛋白与催产素受体结合多样性的性质，G 蛋白不同种类的亚型，使得催产素受体与 G 蛋白结合也会形成不同的类型(Busnelli et al., 2012)。这一特性使得催产素本身对于受体细胞可能产生激活或者抑制的功能。因此，G 蛋白与受体细胞结合的多样性使得催产素出现功能上的分化，进而影响了该受体细胞的表现。

以往在对动物的研究中发现，抑制催产素受体的结合会改变哺乳动物对幼崽的照顾行为(Smith, Ågmo, Birnie, & French, 2010)，该研究发现接受催产素受体拮抗剂(L-368,899)处理的雄性和雌性黑羽绒猴，它们减少了对幼崽的喂养行为。而这种复杂并且迅速产生的哺育行为很大可能是通过催产素的轴突传递方式实现的，这种方式更加适用于对高级的认知行为进行调整(Knobloch et al., 2012)。此外，有研究认为催产素优先作用于中间神经元(Knobloch et al., 2012; Owen et al., 2013)，这种方式能更快地调整涉及认知功能脑区之间的网络活动，使得个体在对情绪、行为或认知活动上有更快的反应。根据这个观点，催产素的轴突释放路径对高级认知活动的调节作用机制应该进行进一步探究并延伸到对人类的研究中去，而刺激大脑内的内源性催产素可能会成为一种有效并且简单的改善人类认知功能缺陷(例如自闭症)的治疗手段(Knobloch & Grinevich, 2014)。

1.2 催产素受体的大脑分布

不同于其他神经肽受体，催产素受体大量地存在于大脑中(Bethlehem, van Honk, Auyeung, & Baron-Cohen, 2013; Zink & Meyer-Lindenberg, 2012)。早期针对啮齿类动物的研究发现，催产素受体主要分布在副嗅球、前嗅核、下丘脑、海马、

伏隔核、脑干(Stoop, 2012)，其在不同脑区分布的数量影响了其社会行为的表现，例如 Ross 等人(2009)在研究中发现，伏隔核上的催产素受体数量与雌性田鼠形成伙伴关系的速度呈正相关，并且这种效应只出现在一夫一妻制的田鼠中，而不影响一夫多妻制田鼠的社会行为。此外，在小鼠的内侧前额叶皮层中也发现了催产素受体，抑制该脑区受体的活性使得雌性小鼠减少了发情期时的交配行为(Nakajima, Görlich, & Heintz, 2014)。不同于对啮齿类动物的研究，在对人类的催产素受体分布研究中，一直缺少与催产素受体高度选择性结合的放射性配体，这也使得我们对人类的催产素系统的神经生理学机制了解不足。但最近的研究中，研究者采用免疫组织化学法，通过单细胞克隆抗体(2F8)对人类大脑中的催产素受体进行免疫染色并观察，结果发现包括前扣带回、杏仁核、梨状皮层、岛叶皮层等脑区均存在催产素受体(Boccia, Petrusz, Suzuki, Marson, & Pedersen, 2013)。

催产素受体在人类大脑中的分布也与社会决策过程相关的脑区重叠，其中涉及到奖励区域的伏隔核(Ross et al., 2009)，与选择相关的内侧前额叶皮层(MPFC; Nakajima et al., 2014)以及前扣带回(ACC; Stoop, 2012)，还有在社会认知过程中起重要作用的杏仁核(Boccia et al., 2013)。另一方面，催产素在一些精神疾病的治疗中也有重要的作用。已有研究发现催产素可以通过影响前扣带回的活动来改善创伤后应激障碍(PTSD)、抑郁症、双相障碍和精神分裂的症状(Boccia et al., 2013)，以及通过调节杏仁核的活动来治疗社交恐惧症和自闭症患者(Kirsch et al., 2005)。此外，有研究也发现催产素调节了脑岛的活动，从而影响女性对于婴儿哭泣的反应(Riem et al., 2011)。综上所述，虽然大量的研究是基于动物研究的结果，但随着对人类催产素受体分布研究的进展，催产素将会被进一步运用到人类认知功能的研究与精神疾病的治疗中，较为成熟的动物模型也将推动研究者对于人类催产素作用机制的理解。

2 催产素对社会决策的影响

在人类决策行为的研究中，研究者一直在尝试理解人类加工多重选择以及做出最优选择行为的心理机制(Rilling & Sanfey, 2011)。社会决策行

为背后包含着复杂的心理活动,包括对于他人的信任、成员的区分、对于他人行为和情感的共情、与团队成员的互利互惠以及遵守团队的规范等。在整个决策过程当中,催产素正是一种能够影响人类感知、选择、奖励以及强化学习的神经递质,还影响人类社会决策中的趋避、合作、利他与利己等行为(Lefevre & Sirigu, 2017)。本文将主要论述以往研究中催产素是如何有选择性地影响个体社会决策行为,包括催产素对信任、慷慨行为、群体的合作与保护以及社会道德规范的调节作用。

2.1 催产素影响群体的合作与保护行为

合作与保护的行为作为人类生存的重要功能,其背后的神经机制一直是研究者讨论的重点。研究者利用囚徒困境任务的变式来探索合作与保护行为,发现催产素组表现出更高的对内群体成员的爱和较低的自私行为,但是催产素并没有影响其对外群体的恨(De Dreu et al., 2010)。进一步的研究发现,相比于做出不合作的选择,个体做出合作选择需要损失自身利益但会使团队获得更大利益时,催产素组被试表现为更多地选择合作选项(Declerck, Boone, & Kiyonari, 2014; De Wilde, Ten Velden, & De Dreu, 2017),也就是说催产素使得个体更愿意牺牲自己的利益来促进合作的行为。有趣的是,不同于催产素提高了动物对群体外成员的攻击行为,De Dreu, Shalvi, Greer, van Kleef 和 Handgraaf (2012)在囚徒困境任务中(Prisoner's Dilemma)发现,催产素组个体在面对外群体成员容易选择不合作保证自身较高利益而使得内群体成员获得较低收益的“掠夺”状态时,更多地选择了不合作的选项以保证内群体成员不受攻击。此外,在选择不合作从而提高自身利益而减少外群体成员收益的“贪婪”情况下,催产素组并没增加不合作选择的次数来表现对群体外成员的“掠夺”。这反映了催产素没有提高个体对外群体成员的攻击,而是使得其更多地保护处于易受攻击状态的内群体成员。这也进一步证实了催产素促进了对群体内部成员的爱而不是群体外部成员的恨。类似地,后续研究在囚徒困境任务中加入了认知负载的任务,结果发现催产素促进合作行为不受认知负载的影响,而安慰剂组只有在有认知负载下才表现出更多的合作行为,进而说明了这种由催产素所引起的对内群体成员的爱是固有的、凭借直觉的,而不是有意而为之的(Ten

Velden, Daughters, & De Dreu, 2017)。

不仅是直接的群体成员,那些具有群体内部象征意义的标志,例如本国人、国旗、领袖,催产素都会使其附加更高的价值和喜爱程度(De Dreu, Greer, van Kleef, Shalvi, & Handgraaf, 2011; Huang, Kendrick, Zheng, & Yu, 2015; Ma et al., 2014; Sheng, Liu, Li, Fang, & Han, 2014)。声音作为人类重要的交流途径,以其为实验材料的研究中也发现了催产素的效应:催产素促进了对具有相同文化背景的成员所发出的声音快而准地理解(De Dreu, Kret, & Sauter, 2016)。更直接的证据发现,在亲密关系环境中,猿猴尿液的催产素水平表现出高度的同步化(Finkenwirth, van Schaik, Ziegler, & Burkart, 2015)。人类研究同样发现催产素使男性在实时协调博弈任务中(real-time coordination game)alpha频段同步性增加(Mu, Guo, & Han, 2016)。这些生理指标也提供了催产素促进了个体对内群体成员的合作和关爱的依据。

综上所述,基于人类团体中对于同伴的心理偏好,催产素使得个体愿意与团队成员进行更多的合作并给予支持,并且使个体更多地关注集体利益而不是自身利益。此外,当群体成员受到来自外群体威胁时,催产素也能激发更多的保护行为。

2.2 催产素影响道德行为

道德规范是在人类社会中存在的独一无二的现象,在社会生活中对人类行为起到指引作用,并能够有效地影响和规范人们的行为(Rilling & Sanfey, 2011)。催产素对道德行为的调节作用有利于自身或群体的生存与发展,并能面对不同人群、不同环境灵活地改变道德标准进而影响个体的道德行为。

Goodyear 等人(2016)在实验中让被试对犯罪行为进行道德责任的评定,故事有两种背景前提,一种是命运决定论(不受人控制),另一种是非命运决定论(人为因素)。结果发现安慰剂组被试相对命运决定论,对非命运决定论中的犯罪行为表现出更高的责任评分;而催产素组中,不论何种情况下被试都表现出更多的宽容,给出较低的责任评分。类似地,Radke 和 de Bruijn (2012)在最后通牒任务中发现,相比于安慰剂组对公平的追求,催产素组中的被试减少了对于不公平提议拒绝的次数,更多地选择了接受。因此催产素改变了个

体对道德事件的评价标准,使其更倾向于原谅和妥协。进一步的研究发现,相比安慰剂组,催产素组被试在道德两难和情感冲突中表现出前扣带回(anterior cingulate cortex; ACC)活动的减弱以及矛盾情绪的抑制(Preckel, Scheele, Eckstein, Maier, & Hurlmann, 2015)。基于上述研究,可以看出催产素似乎在道德决策的过程中扮演着冲突抑制的角色,当矛盾出现时,催产素会调节个体寻找更倾向亲社会行为的解释,减少情感和认知上的冲突。

另一方面,实用主义认为当“不道德”的行为能够促进群体发展、团结以及合作时,最基本的道德规范也是可以打破的(Shalvi & De Dreu, 2014)。Shalvi 和 De Dreu (2014)在研究中发现,当撒谎行为能够帮助团队成员获益时,更多的撒谎行为出现在催产素组而不是安慰剂组。同时,当群体获益消失,撒谎行为只能带来自己的利益时,催产素的影响也随之消失。此外,催产素也会改变对于不同群体行为的道德标准(Daughters, Manstead, Ten Velden, & De Dreu, 2017)。在此研究中,被试作为第三方监督另两名玩家进行信任游戏,他们需要根据每次投资和返回的金额对投资者和受托人的行为进行奖励或者惩罚。实验结果发现,相比于外群体条件(被试与投资人或者受托人分属不同组别),内群体条件下(被试与投资人或者受托人是相同组别)被试会对那些表现出慷慨投资和回馈的个体更多的奖励,并且对于群体内成员遭受不公平回馈时给予更高的补偿,这种差异仅在催产素组中出现。类似地,催产素组被试更多的惩罚行为出现在那些做出自私或者背叛行为的外群体成员中,进一步分析发现,当不公平的回馈发生在内群体成员身上时,被试对受托人表现出更多的惩罚。这不难发现,催产素对于不同群体成员的要求并不一致,上述实验可以看出催产素使得个体较少对内群体成员进行监督,道德标准也较为宽松,然而却严厉地惩罚了外群体成员破坏他人利益的行为,表现出对外群体成员更高的道德标准。综上所述,我们可以看出道德规范本身的制定是基于人类的发展,而催产素遵从适应发展的本意,对决策行为的影响倾向利于人类的生存,即使有违已有的道德规范。

2.3 催产素影响信任行为

信任游戏(Trust Game)是研究人类信任行为

的最常用的研究范式,任务中被试投资给受托人的金额和频次作为衡量信任行为的重要指标。Kosfeld 等人(2005)开创性地使用鼻喷催产素的方法,发现催产素使个体表现出更高的投资行为并更倾向信任他人,从而证明了催产素能够影响信任行为。后续研究发现,受托人的特质会影响催产素的效果,催产素只提高了对实验中描述为可信任的受托人的信任行为(Mikolajczak et al., 2010)。类似地,相比男性,催产素使女性表现出对做出背叛行为的受托人更少的信任和原谅行为(Yao et al., 2014)。此外,被试的人格特质也是影响信任行为的重要因素,研究发现催产素使患有边缘型人格障碍(borderline personality disorder; BDP)的个体表现出更少的信任行为(Ebert et al., 2013)。Klackl, Pfundmair, Agroskin 和 Jonas (2013)在催产素促进信任行为的归因模型中指出,催产素虽然没有改变个体面对背叛行为而引起的愤怒程度,但改变了对背叛行为的归因方式,研究发现催产素组中对于背叛行为的愤怒反刍与非人格归因呈正相关,即更多归因为他人的处境上(例如,可能是因为他压力太大、心情不愉快等),而安慰剂组表现为愤怒反刍与人格归因呈正相关,即归因到对方的性情上(例如,他想激怒我,他是在对我挑衅等),并且仅在催产素组中发现非人格归因调节了愤怒反刍对于背叛行为后投资行为的影响,也就是说更多的非人格归因方式的使用使得被试在经历背叛行为后仍保持较高的投资金额,因此研究者认为催产素对于信任行为的影响,或许一部分是由于催产素增加了个体采用非人格的归因方式从而影响了个体对于背叛行为的愤怒反刍,而非人格的归因包含了更多的亲社会方式来解释他人的背叛行为,因此增加了个体的信任行为。

除了信任游戏外,研究者也在其他范式中考察了催产素对于信任行为的影响。在对陌生人的照片进行信任程度评定过程中,催产素组相比安慰剂组表现出了更高的信任评分,并且认为其更具有吸引力(Theodoridou, Rowe, Penton-Voak, & Rogers, 2009)。类似地,de Visser 等人(2017)采用 TNO Trust Task 研究不同类型的提议者在催产素对信任行为影响中的差异,任务需要被试在一串数字序列中选择合适的数字组合模式(例如,1-2-3-1-2 的按键顺序),每个试次被试在 1、2、3 中选出一个数字,之后由他人提出本次选择的建

议,提议者分为电脑、人形机器人以及人类,被试根据他们的提议决定坚持自己选择还是相信提议者给出的建议,之后电脑呈现出本次选择的对错。这个研究发现催产素不仅提高了个体的信任行为,并且对于人型机器人也表现出与人相同的信任反应。此外,受托人瞳孔收缩的生理特征,会影响个体对受托人的信任程度(Kret, Fischer, & De Dreu, 2015)。该课题组进一步发现,催产素降低了个体对瞳孔收缩伙伴的信任,增加了对瞳孔放大伙伴的信任(Kret & De Dreu, 2017)。不同于上述研究中对催产素短期效应的测量,有研究在被试经过长期(2周)鼻内给药后,通过量表发现催产素组减少了回避型依恋,增加了对同伴的依恋,该发现说明催产素使被试更倾向于信任他人(Bernaerts et al., 2017)。有趣的是, Mikolajczak, Pinon, Lane, De Timary 和 Luminet (2010)采用单盲的方式,在实验中根据私密问卷的密封程度来评估信任行为。结果发现 80%的催产素组被试敞开封,而只有 7%的安慰剂组有同样行为。但后续研究采用双盲的操作重复之前的实验,并没有发现催产素对信任的影响(Lane et al., 2015)。神经影像结果也为解释催产素对信任行为的影响机制提供了进一步的证据。在功能性磁共振(functional magnetic resonance imaging; fMRI)的研究中采用信任游戏任务发现,相比于安慰剂组,催产素主要降低了面对背叛行为后的纹状体、杏仁核和中脑区域的激活(Baumgartner, Heinrichs, Vonlanthen, Fischbacher, & Fehr, 2008)。研究者认为,这一结果证明了催产素减弱了个体对恐惧的加工(杏仁核和中脑区域)以及基于反馈信息的行为调整(纹状体),进而表现出更多的信任行为。此外,在囚徒困境任务中被试需要学会同伴是否可以信任,因为若被试率先做出合作选择,对方得知被试选择后的合作选项可以让彼此获得相同的报酬,而不合作的选择则会让被试降低收益而自身提高收益,因此这就影响到被试对同伴的信任进而影响被试后续的合作行为。研究结果发现,对于双方都选择合作的互利结果,催产素组被试表现出更强的尾状核激活,该区域的激活与被试期望通过信任行为来获取受托人的回报呈正相关(Rilling et al., 2012)。因此研究者认为,催产素增加了个体对于互惠的合作行为所带来的奖励的价值,并促进个体形成他人是值得信任的观点。另一方面,静

息态的脑成像结果在一定程度上也提供了线索,研究发现安慰剂组中被试表现出左右杏仁核与对侧杏仁核、脑干、中扣带回和楔前叶的功能连接,这与以往研究的结果一致。而在催产素组中,左右杏仁核表现出与更多脑区的连接,其中包括前扣带回和内侧额叶皮层(medial frontal cortex; mFC),进一步分析发现,相比于安慰剂组,催产素增加了杏仁核与 mFC 的功能连接。这一结果说明了催产素是有选择性地增加了杏仁核与 mFC 在静息态下的功能连接(Sripada et al., 2013)。以往研究中也已证明,杏仁核与 mFC 的连接涉及到情绪的认知控制和社会认知功能(Adolphs, 2009),也有研究发现杏仁核活动的减弱伴随着前额叶皮层活动的增强(Urry et al., 2006),而更强的杏仁核与 mFC 耦合也能够预测个体具有更好的认知控制能力(Banks, Eddy, Angstadt, Nathan, & Phan, 2007)。结合上述几项研究,催产素可能增强了杏仁核与 mFC 的负向功能连接强度,杏仁核的激活减弱和 mFC 激活增强的模式可能是催产素降低了个体对于背叛行为和恐惧情绪反应的一种机制。但静息态成像的结果能否推论到任务态下由实验条件诱发的大脑激活模式,仍有待在后续研究中采用情绪相关的任务以及适当的分析模型进行进一步论证。综上所述,神经影像学的证据也在一定程度上帮助我们了解催产素对信任行为调节可能的神经机制。

虽然大量实验发现了催产素使信任行为得到提升,但是这些实验往往很难重复出相似的结果,这说明变量设计,实验的操作等因素都会影响实验的结果。Nave, Camerer 和 McCullough (2015)在元分析中并没有发现鼻喷催产素影响信任行为的显著结果,说明催产素对信任行为的实验效应有待未来更多的研究来重复验证。

2.4 催产素影响慷慨行为

从进化的角度来看,慷慨行为是人类生存的重要基石,而催产素作为人类在进化过程中保留下来的神经肽,能够对慷慨行为产生影响(Zak & Barraza, 2013)。Zak, Stanton 和 Ahmadi (2007)在最后通牒任务(Ultimatum Game; UG)中发现,相比于安慰剂组,催产素组被试的分配金额是安慰剂组的 180%,这也就意味着被试作为提议者时(proposer)最后的任务奖励会比回应者(responder)少。有趣的是,在领取报酬离开实验室时,相比不

慷慨的被试, 慷慨的被试并没有表现出更低的开心程度。该课题组在后续研究中发现同样任务中, 受到睾酮对催产素抑制影响的提议者相比于安慰剂组减少了 27% 的慷慨行为(Zak et al., 2009)。此外, 相似的慷慨行为也表现在捐赠任务中, 研究发现催产素组比安慰剂组增加了 48% 的捐款(Barraza, McCullough, Ahmadi, & Zak, 2011)。

催产素影响个体的慷慨行为可能源于其对他人的共情反应。最近的一项研究发现催产素组被试表现出共情等级与慷慨行为的正相关关系(Strang et al., 2017)。Zak 和 Barraza (2013)在共情-集体行为模型(Empathy-Collective Action model)指出, 对于他人的共情反应使个体更能够接受自身的损失, 从而使他人获益, 并提出了 HOME (Human Oxytocin Mediate Empathy)机制, 进而用催产素来解释个体的慷慨行为。值得注意的是, 该模型并没有对催产素对共情影响的冲突条件予以考虑, 因为当共情的对象是外群体(out-group)成员时, 催产素的影响可能是厌恶或者冷漠(De Dreu & Kret, 2016)。但也有研究表明, 在疼痛评价任务(pain evaluation task)中, 虽然被试面对的是存在信仰冲突(以色列和巴勒斯坦)的外群体成员, 但催产素反而消除了群体界限, 表现出对外群体成员更多的共情(Abu-Akel, Fischer-Shofty, Levkovitz, Decety, & Shamay-Tsoory, 2014; Shamay-Tsoory et al., 2013)。结合上述研究, 催产素是否是通过调节共情反应进而改变个体的社会行为还需要进一步探讨, 对此问题的探讨能够为降低信仰冲突等现实问题提供理论上的提示。

3 催产素作用机制的理论解释

大量的研究发现催产素影响共情、信任、群体偏好, 但是催产素对不同的社会行为的作用机制并不一致。以往研究者尝试找到合理的理论框架来解释现有的研究结果, 当前存在三种主要的理论假说用来解释催产素的效应。

3.1 焦虑消减理论

焦虑消减理论认为, 催产素通过减少焦虑, 特别是社会性焦虑, 来促进个体的亲社会行为。该理论的主要依据来自于大量的动物研究, 例如有研究发现基因改造后缺少催产素的老鼠, 表现出相比正常老鼠更多的焦虑相关的行为(Neumann & Slattery, 2016)。并且在啮齿类动物的

脑内或者局部位置注射催产素后发现产生了抗焦虑的作用(Sabihi, Durosko, Dong, & Leuner, 2014)。人类的研究结果与动物的结果类似, 在临床上也发现催产素降低了焦虑患者的疼痛和消极情绪等症状(Goodin et al., 2015)。其次, 此理论进一步的证据来自 fMRI 研究, 焦虑被试大脑中普遍发现杏仁核有更强的激活(Blackford et al., 2014), 而催产素抑制了焦虑症患者在面对恐惧面孔以及压力和焦虑环境时杏仁核的活动(Gorka et al., 2015)。因此, 焦虑消退理论更多地用于解释一些亲社会行为, 例如在信任行为中催产素通过抑制杏仁核的活动, 降低了个体面对他人背叛行为时的恐惧(Baumgartner et al., 2008; Rilling et al., 2012), 进而提高了个体更高的投资金额和更多的选择信任他人的行为。此外, 社会焦虑作为孤独症患者的主要表现特征(Amaral, Schumann, & Nordahl, 2008), 催产素明显改善了这一症状, 并且增加了孤独症患者在社会交流、理解他人心理状态和社会认知上的能力(Gordon et al., 2013), 这也支持了这一理论假说。

3.2 亲和动机理论

这一理论认为, 催产素可能是增加了个体对他人的亲和欲望或者目的, 进而增加彼此之间的社会联系。主要理论依据来自于大量的动物研究, 这些研究发现催产素促进了母性行为(Marlin, Mitre, D'Amour, Chao, & Froemke, 2015), 促进了配偶关系的一夫一妻制(Williams, Insel, Harbaugh, & Carter, 1994), 并且增强了社会记忆(Guzmán et al., 2013, 2014)。该理论认为催产素的作用存在两个重要的影响因素: 一个是环境因素, 如果当前环境不支持亲和动机(例如陌生同伴, Mustoe, Cavanaugh, Harnisch, Thompson, & French, 2015), 那么催产素的亲社会表现就会减弱; 另一个是预期结果, 即使当前环境是支持亲和动机, 消极的结果预期也会改变最后的社会行为(见综述 Bartz, 2016)。总的来说, 亲和动机理论围绕着亲和的目标进行, 也就是说亲和动机与目标动机一致时, 催产素促进亲社会行为。而当亲和动机与目标动机不一致时, 催产素的影响减弱甚至会产生反社会行为。

3.3 社会凸显理论

社会凸显理论认为, 催产素通过调整对社会线索的注意力, 来影响社会行为。这个过程容易受到环境因素的影响, 当个体处在一个积极的环

境中时(例如内群体; De Wilde et al., 2017), 催产素促进个体对安全属性的关注, 进而减少焦虑增加亲社会行为。相反, 如果个体处在消极的环境中时(例如电击的惩罚; Grillon et al., 2013), 催产素使个体更多地关注潜在的威胁, 增加焦虑或者反社会行为。此外个体特征也会对社会线索的关注产生影响, 其中包括性别、人格特质、依恋类型、精神疾病(见综述 Shamay-Tsoory & Abu-Akel, 2015)。该理论还认为, 催产素是通过调节多巴胺系统在社会属性和注意调整上的功能, 来影响个体的社会行为。这种观点获得了一些实验证据的支持, 例如多巴胺系统对社会刺激的显著性调节起着重要的作用(Tomer et al., 2014); 其次, 动物和人类的研究中都发现存在大量催产素的结合位点与多巴胺系统涉及的脑区重合(Stoop, 2012); 此外, 催产素增加了多巴胺系统相关脑区的活动(Romero-Fernandez, Borroto-Escuela, Agnati, & Fuxe, 2013; Scheele et al., 2013)。

4 总结与展望

综上所述, 催产素在调节人类的社会决策行为中起着复杂的作用, 而它所带来的影响很大程度上取决于环境信息以及个体的差异。了解这些复杂的影响因素能够帮助研究者从神经科学和心理学上阐述人类复杂的社会行为, 甚至在临床上使用催产素。当前关于催产素的研究已取得丰富的成果, 然而仍有几点问题需要在后续的研究中进一步思考。

首先, 关于催产素的作用机制仍缺少一个可以被检验的理论模型, 现有的三个理论假设并不能很好地解释现有的实验结果(见综述 Bartz, Zaki, Bolger, & Ochsner, 2011)。当前的三个理论假设并非相互排斥, 它们之间的相互融合或许能更好地解释催产素影响社会行为的原因, 例如, 是否是由于催产素减轻了个体的社会焦虑因此增加了人们对社会线索的关注, 进而影响其社会行为? 对于这种猜测, 还有待于在未来的研究中综合考虑这三种理论假设, 并探索可能存在的机制, 形成系统的、可供检验的理论模型。

其次, 催产素受体基因的单核苷酸多态性(single nucleotide polymorphisms; SNPs)在近几年中也表现出对个体行为的重要影响。受体基因差异与信任(Kumsta & Heinrichs, 2013; Kumsta,

Hummel, Chen, & Heinrichs, 2013)、共情(Laursen et al., 2014; Luo et al., 2015)、合作行为(Feng, Lori et al., 2015)和道德准则(Bernhard et al., 2016)的研究中都发现了 SNPs 的影响。但是, Bakermans-Kranenburg 和 van IJzendoorn (2014)在对分别取自 17,559 和 13,547 个被试的两个 SNPs (rs53576 and rs2254298)的元分析中并没有发现显著的结果。值得注意的是, 没有任何一个单一的 SNP 能够对于某些特质的变异解释超过 1.25% (Benjamin et al., 2012)。因此, 对于这个新领域, 想要用现有的少量基因型来了解其对社会决策行为的影响比较困难。后续的研究中需要更大的样本(至少 20000 名被试), 分析更多的基因型可能才能更好地理解催产素受体基因的重要性(Nave et al., 2015)。

再次, 虽然已经有研究证明鼻喷催产素能够改变大脑和外围环境中的催产素浓度(Neumann, Maloumy, Beiderbeck, Lukas, & Landgraf, 2013; Paloyelis et al., 2016)。但是鼻喷催产素如何通过血脑屏障影响内生的催产素机制仍存在很大的争议(Evans, Dal Monte, Noble, & Averbach, 2014; Leng & Ludwig, 2016), 大量研究中的不一致的结果可能正是因为不同研究中催产素受血脑屏障影响不同所造成的。后续的研究也应该更多地关注催产素的释放和传导机制, 从而更好地理解鼻喷催产素操作的可靠性。

最后, 在实验被试的选取过程中也存在着很大的问题, 当前大量的研究多采用男性被试, 这个结果并不能很好地推广包括女性的大众人群。催产素的作用可能存在性别差异: 例如, 在社会知觉判断和道德判断中, 催产素提高了女性的友好行为和对无私行为的支持, 而男性则是表现出更多的竞争行为和对自私行为的认同(Chen et al., 2016; Feng, Hackett et al., 2015)。此外, 在脑功能上催产素的影响也存在脑区差异, 包括尾状核, 杏仁核以及前脑岛激活程度的不同(Fischer-Shofty, Levkovitz, & Shamay-Tsoory, 2013; Scheele et al., 2014)。因此, 催产素对女性决策行为的影响是否与男性类似, 还是具有不同的调节作用仍需要继续探讨。

参考文献

Abu-Akel, A., Fischer-Shofty, M., Levkovitz, Y., Decety, J., & Shamay-Tsoory, S. (2014). The role of oxytocin in

- empathy to the pain of conflictual out-group members among patients with schizophrenia. *Psychological Medicine*, 44(16), 3523–3532.
- Adolphs, R. (2009). The social brain: Neural basis of social knowledge. *Annual Review of Psychology*, 60(1), 693–716.
- Amaral, D. G., Schumann, C. M., & Nordahl, C. W. (2008). Neuroanatomy of autism. *Trends in Neurosciences*, 31(3), 137–145.
- Bakermans-Kranenburg, M. J., & van IJzendoorn, M. H. (2014). A sociability gene? Meta-analysis of oxytocin receptor genotype effects in humans. *Psychiatric Genetics*, 24(2), 45–51.
- Banks, S. J., Eddy, K. T., Angstadt, M., Nathan, P. J., & Phan, K. L. (2007). Amygdala–frontal connectivity during emotion regulation. *Social Cognitive and Affective Neuroscience*, 2(4), 303–312.
- Barraza, J. A., McCullough, M. E., Ahmadi, S., & Zak, P. J. (2011). Oxytocin infusion increases charitable donations regardless of monetary resources. *Hormones & Behavior*, 60(2), 148–151.
- Bartz, J. A. (2016). Oxytocin and the pharmacological dissection of affiliation. *Current Directions in Psychological Science*, 25(2), 104–110.
- Bartz, J. A., Zaki, J., Bolger, N., & Ochsner, K. N. (2011). Social effects of oxytocin in humans: Context and person matter. *Trends in Cognitive Sciences*, 15(7), 301–309.
- Baumgartner, T., Heinrichs, M., Vonlanthen, A., Fischbacher, U., & Fehr, E. (2008). Oxytocin shapes the neural circuitry of trust and trust adaptation in humans. *Neuron*, 58(4), 639–650.
- Benjamin, D. J., Cesarini, D., van der Loos, M. J. H. M., Dawes, C. T., Koellinger, P. D., Magnusson, P. K. E., ... Visscher, P. M. (2012). The genetic architecture of economic and political preferences. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 109(21), 8026–8031.
- Bernaerts, S., Prinsen, J., Berra, E., Bosmans, G., Steyaert, J., & Alaerts, K. (2017). Long-term oxytocin administration enhances the experience of attachment. *Psychoneuroendocrinology*, 78, 1–9.
- Bernhard, R. M., Chaponis, J., Siburian, R., Gallagher, P., Ransohoff, K., Wikler, D., ... Greene, J. D. (2016). Variation in the oxytocin receptor gene (OXTR) is associated with differences in moral judgment. *Social Cognitive and Affective Neuroscience*, 11(12), 1872–1881.
- Bethlehem, R. A. I., van Honk, H., Auyeung, B., & Baron-Cohen, S. (2013). Oxytocin, brain physiology, and functional connectivity: A review of intranasal oxytocin fMRI studies. *Psychoneuroendocrinology*, 38(7), 962–974.
- Blackford, J. U., Clauss, J. A., Avery, S. N., Cowan, R. L., Benningfield, M. M., & vanDerKlok, R. M. (2014). Amygdala-cingulate intrinsic connectivity is associated with degree of social inhibition. *Biological Psychology*, 99, 15–25.
- Boccia, M. L., Petrusz, P., Suzuki, K., Marson, L., & Pedersen, C. A. (2013). Immunohistochemical localization of oxytocin receptors in human brain. *Neuroscience*, 253, 155–164.
- Busnelli, M., Saulière, A., Manning, M., Bouvier, M., Galés, C., & Chini, B. (2012). Functional selective oxytocin-derived agonists discriminate between individual G protein family subtypes. *Journal of Biological Chemistry*, 287(6), 3617–3629.
- Chen, X., Hackett, P. D., DeMarco, A. C., Feng, C. L., Stair, S., Haroon, E., ... Rilling, J. K. (2016). Effects of oxytocin and vasopressin on the neural response to unreciprocated cooperation within brain regions involved in stress and anxiety in men and women. *Brain Imaging and Behavior*, 10(2), 581–593.
- Dale, H. H. (1906). On some physiological actions of ergot. *The Journal of Physiology*, 34(3), 163–206.
- Daughters, K., Manstead, A. S. R., Ten Velden, F. S., & De Dreu, C. K. W. (2017). Oxytocin modulates third-party sanctioning of selfish and generous behavior within and between groups. *Psychoneuroendocrinology*, 77, 18–24.
- De Dreu, C. K. W., Greer, L. L., Handgraaf, M. J. J., Shalvi, S., van Kleef, G. A., Baas, M., ... Feith, S. W. W. (2010). The neuropeptide oxytocin regulates parochial altruism in intergroup conflict among humans. *Science*, 328(5984), 1408–1411.
- De Dreu, C. K. W., Greer, L. L., van Kleef, G. A., Shalvi, S., & Handgraaf, M. J. J. (2011). Oxytocin promotes human ethnocentrism. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 108(4), 1262–1266.
- De Dreu, C. K. W., & Kret, M. E. (2016). Oxytocin conditions intergroup relations through upregulated in-group empathy, cooperation, conformity, and defense. *Biological Psychiatry*, 79(3), 165–173.
- De Dreu, C. K. W., Kret, M. E., & Sauter, D. A. (2016). Assessing emotional vocalizations from cultural in-group and out-group depends on oxytocin. *Social Psychological & Personality Science*, 7(8), 837–846.
- De Dreu, C. K. W., Shalvi, S., Greer, L. L., van Kleef, G. A., & Handgraaf, M. J. J. (2012). Oxytocin motivates non-cooperation in intergroup conflict to protect vulnerable in-group members. *PLoS One*, 7(11), e46751.
- de Visser, E. J., Monfort, S. S., Goodyear, K., Lu, L., O'Hara, M., Lee, M. R., ... Krueger, F. (2017). A little

- anthropomorphism goes a long way: Effects of oxytocin on trust, compliance, and team performance with automated agents. *Human Factors*, 59(1), 116–133.
- De Wilde, T. R. W., Ten Velden, F. S., & De Dreu, C. K. W. (2017). The neuropeptide oxytocin enhances information sharing and group decision making quality. *Scientific Reports*, 7, 40622.
- Declerck, C. H., Boone, C., & Kiyonari, T. (2014). The effect of oxytocin on cooperation in a prisoner's dilemma depends on the social context and a person's social value orientation. *Social Cognitive & Affective Neuroscience*, 9(6), 802–809.
- Donaldson, Z. R., & Young, L. J. (2008). Oxytocin, vasopressin, and the neurogenetics of sociality. *Science*, 322(5903), 900–904.
- Ebert, A., Kolb, M., Heller, J., Edel, M. A., Roser, P., & Brüne, M. (2013). Modulation of interpersonal trust in borderline personality disorder by intranasal oxytocin and childhood trauma. *Social Neuroscience*, 8(4), 305–313.
- Evans, S. L., Dal Monte, O., Noble, P., & Averbeck, B. B. (2014). Intranasal oxytocin effects on social cognition: A critique. *Brain Research*, 1580, 69–77.
- Feng, C. L., Hackett, P. D., DeMarco, A. C., Chen, X., Stair, S., Haroon, E., ... Rilling, J. K. (2015). Oxytocin and vasopressin effects on the neural response to social cooperation are modulated by sex in humans. *Brain Imaging & Behavior*, 9(4), 754–764.
- Feng, C., Lori, A., Waldman, I. D., Binder, E. B., Haroon, E., & Rilling, J. K. (2015). A common oxytocin receptor gene (*OXTR*) polymorphism modulates intranasal oxytocin effects on the neural response to social cooperation in humans. *Genes Brain & Behavior*, 14(7), 516–525.
- Finkenwirth, C., van Schaik, C., Ziegler, T. E., & Burkart, J. M. (2015). Strongly bonded family members in common marmosets show synchronized fluctuations in oxytocin. *Physiology & Behavior*, 151, 246–251.
- Fischer-Shofty, M., Levkovitz, Y., & Shamay-Tsoory, S. G. (2013). Oxytocin facilitates accurate perception of competition in men and kinship in women. *Social Cognitive & Affective Neuroscience*, 8(3), 313–317.
- Goodin, B. R., Anderson, A. J. B., Freeman, E. L., Bulls, H. W., Robbins, M. T., & Ness, T. J. (2015). Intranasal oxytocin administration is associated with enhanced endogenous pain inhibition and reduced negative mood states. *The Clinical Journal of Pain*, 31(9), 757–767.
- Goodyear, K., Lee, M. R., O'Hara, M., Chernyak, S., Walter, H., Parasuraman, R., & Krueger, F. (2016). Oxytocin influences intuitions about the relationship between belief in free will and moral responsibility. *Social Neuroscience*, 11(1), 88–96.
- Gordon, I., vander Wyk, B. C., Bennett, R. H., Cordeaux, C., Lucas, M. V., Eilbott, J. A., ...Pelphrey, K. A. (2013). Oxytocin enhances brain function in children with autism. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 110(52), 20953–20958.
- Gorka, S. M., Fitzgerald, D. A., Labuschagne, I., Hosanagar, A., Wood, A. G., Nathan, P. J., & Phan, K. L. (2015). Oxytocin modulation of amygdala functional connectivity to fearful faces in generalized social anxiety disorder. *Neuropsychopharmacology*, 40(2), 278–286.
- Graustella, A. J., & MacLeod, C. (2012). A critical review of the influence of oxytocin nasal spray on social cognition in humans: Evidence and future directions. *Hormones and Behavior*, 61(3), 410–418.
- Grillon, C., Krinsky, M., Charney, D. R., Vytal, K., Ernst, M., & Cornwell, B. (2013). Oxytocin increases anxiety to unpredictable threat. *Molecular Psychiatry*, 18(9), 958–960.
- Guzmán, Y. F., Tronson, N. C., Jovasevic, V., Sato, K., Guedea, A. L., Mizukami, H., ...Radulovic, J. (2013). Fear-enhancing effects of septal oxytocin receptors. *Nature Neuroscience*, 16(9), 1185–1187.
- Guzmán, Y. F., Tronson, N. C., Sato, K., Mesic, I., Guedea, A. L., Nishimori, K., & Radulovic, J. (2014). Role of oxytocin receptors in modulation of fear by social memory. *Psychopharmacology*, 231(10), 2097–2105.
- Huang, Y., Kendrick, K. M., Zheng, H. M., & Yu, R. J. (2015). Oxytocin enhances implicit social conformity to both in-group and out-group opinions. *Psychoneuroendocrinology*, 60, 114–119.
- Kirsch, P., Esslinger, C. Q., Chen, Q., Mier, D., Lis, S., Siddhanti, S., ... Meyer-Lindenberg, A. (2005). Oxytocin modulates neural circuitry for social cognition and fear in humans. *Journal of Neuroscience*, 25(49), 11489–11493.
- Klackl, J., Pfundmair, M., Agroskin, D., & Jonas, E. (2013). Who is to blame? Oxytocin promotes nonpersonalistic attributions in response to a trust betrayal. *Biological Psychology*, 92(2), 387–394.
- Knobloch, H. S., Charlet, A., Hoffmann, L. C., Eliava, M., Khrulev, S., Cetin, A. H., ... Grinevich, V. (2012). Evoked axonal oxytocin release in the central amygdala attenuates fear response. *Neuron*, 73(3), 553–566.
- Knobloch, H. S., & Grinevich, V. (2014). Evolution of oxytocin pathways in the brain of vertebrates. *Frontiers in Behavioral Neuroscience*, 8, 31.
- Kosfeld, M., Heinrichs, M., Zak, P. J., Fischbacher, U., & Fehr, E. (2005). Oxytocin increases trust in humans. *Nature*, 435(7042), 673–676.
- Kret, M. E., & De Dreu, C. K. (2017). Pupil-mimicry conditions trust in partners: Moderation by oxytocin and

- group membership. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 284(1850), 20162554.
- Kret, M. E., Fischer, A. H., & De Dreu, C. K. W. (2015). Pupil mimicry correlates with trust in in-group partners with dilating pupils. *Psychological Science*, 26(9), 1401–1410.
- Kumsta, R., & Heinrichs, M. (2013). Oxytocin, stress and social behavior: Neurogenetics of the human oxytocin system. *Current Opinion in Neurobiology*, 23(1), 11–16.
- Kumsta, R., Hummel, E., Chen, F. S., & Heinrichs, M. (2013). Epigenetic regulation of the oxytocin receptor gene: Implications for behavioral neuroscience. *Frontiers in Neuroscience*, 7, 83.
- Lane, A., Mikolajczak, M., Treinen, E., Samson, D., Corneille, O., de Timary, P., & Luminet, O. (2015). Failed replication of oxytocin effects on trust: The envelope task case. *PLoS One*, 10(9), e0137000.
- Laursen, H. R., Siebner, H. R., Haren, T., Madsen, K., Grønlund, R., Hulme, O., & Henningsson, S. (2014). Variation in the oxytocin receptor gene is associated with behavioral and neural correlates of empathic accuracy. *Frontiers in Behavioral Neuroscience*, 8, 423.
- Lefevre, A., & Sirigu, A. (2017). Oxytocin's influence on social decision-making. In *Decision neuroscience* (pp. 387–396). Amsterdam: Academic Press.
- Leng, G., & Ludwig, M. (2016). Intranasal oxytocin: Myths and delusions. *Biological Psychiatry*, 79(3), 243–250.
- Luo, S. Y., Ma, Y., Liu, Y., Li, B. F., Wang, C. B., Shi, Z. H., ... Han, S. H. (2015). Interaction between oxytocin receptor polymorphism and interdependent culture values on human empathy. *Social Cognitive & Affective Neuroscience*, 10(9), 1273–1281.
- Ma, X. L., Luo, L. Z., Geng, Y. Y., Zhao, W. H., Zhang, Q., & Kendrick, K. M. (2014). Oxytocin increases liking for a country's people and national flag but not for other cultural symbols or consumer products. *Frontiers in Behavioral Neuroscience*, 8, 266.
- MacDonald, K., & MacDonald, T. M. (2010). The peptide that binds: A systematic review of oxytocin and its prosocial effects in humans. *Harvard Review of Psychiatry*, 18(1), 1–21.
- Marlin, B. J., Mitre, M., D'Amour, J. A., Chao, M. V., & Froemke, R. C. (2015). Oxytocin enables maternal behaviour by balancing cortical inhibition. *Nature*, 520(7548), 499–504.
- Mikolajczak, M., Gross, J. J., Lane, A., Corneille, O., De Timary, P., & Luminet, O. (2010). Oxytocin makes people trusting, not gullible. *Psychological Science*, 21(8), 1072–1074.
- Mikolajczak, M., Pinon, N., Lane, A., De Timary, T., & Luminet, O. (2010). Oxytocin not only increases trust when money is at stake, but also when confidential information is in the balance. *Biological Psychology*, 85(1), 182–184.
- Mu, Y., Guo, C. Y., & Han, S. H. (2016). Oxytocin enhances inter-brain synchrony during social coordination in male adults. *Social Cognitive & Affective Neuroscience*, 11(12), 1882–1893.
- Mustoe, A. C., Cavanaugh, J., Harnisch, A. M., Thompson, B. E., & French, J. A. (2015). Do marmosets care to share? Oxytocin treatment reduces prosocial behavior toward strangers. *Hormones & Behavior*, 71, 83–90.
- Nakajima, M., Görlich, A., & Heintz, N. (2014). Oxytocin modulates female sociosexual behavior through a specific class of prefrontal cortical interneurons. *Cell*, 159(2), 295–305.
- Nave, G., Camerer, C., & McCullough, M. (2015). Does oxytocin increase trust in humans? A critical review of research. *Perspectives on Psychological Science*, 10(6), 772–789.
- Neumann, I. D., Maloumy, R., Beiderbeck, D. I., Lukas, M., & Landgraf, R. (2013). Increased brain and plasma oxytocin after nasal and peripheral administration in rats and mice. *Psychoneuroendocrinology*, 38(10), 1985–1993.
- Neumann, I. D., & Slattery, D. A. (2016). Oxytocin in general anxiety and social fear: A translational approach. *Biological Psychiatry*, 79(3), 213–221.
- Owen, S. F., Tuncdemir, S. N., Bader, P. L., Tirko, N. N., Fishell, G., & Tsien, R. W. (2013). Oxytocin enhances hippocampal spike transmission by modulating fast-spiking interneurons. *Nature*, 500(7463), 458–462.
- Paloyelis, Y., Doyle, O. M., Zelaya, F. O., Maltezos, S., Williams, S. C., Fotopoulou, A., & Howard, M. A. (2016). A spatiotemporal profile of in vivo cerebral blood flow changes following intranasal oxytocin in humans. *Biological Psychiatry*, 79(8), 693–705.
- Pedersen, C. A., & Prange, A. J. (1979). Induction of maternal behavior in virgin rats after intracerebroventricular administration of oxytocin. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 76(12), 6661–6665.
- Preckel, K., Scheele, D., Eckstein, M., Maier, W., & Hurlmann, R. (2015). The influence of oxytocin on volitional and emotional ambivalence. *Social Cognitive & Affective Neuroscience*, 10(7), 987–993.
- Radke, S., & de Bruijn, E. R. A. (2012). The other side of the coin: Oxytocin decreases the adherence to fairness norms. *Frontiers in Human Neuroscience*, 6, 193.
- Riem, M. M., Bakermans-Kranenburg, M. J., Pieper, S., Tops, M., Boksem, M. A. S., Vermeiren, R. R. J. M.,...

- Rombouts, S. A. R. B. (2011). Oxytocin modulates amygdala, insula, and inferior frontal gyrus responses to infant crying: A randomized controlled trial. *Biological Psychiatry*, 70(3), 291–297.
- Rilling, J. K., & Sanfey, A. G. (2011). The neuroscience of social decision-making. *Annual Review of Psychology*, 62(1), 23–48.
- Rilling, J. K., DeMarco, A. C., Hackett, P. D., Thompson, R., Ditzen, B., Patel, R., & Pagnoni, G. (2012). Effects of intranasal oxytocin and vasopressin on cooperative behavior and associated brain activity in men. *Psychoneuroendocrinology*, 37(4), 447–461.
- Romero-Fernandez, W., Borroto-Escuela, D. O., Agnati, L. F., & Fuxe, K. (2013). Evidence for the existence of dopamine d2-oxytocin receptor heteromers in the ventral and dorsal striatum with facilitatory receptor-receptor interactions. *Molecular Psychiatry*, 18(8), 849–850.
- Ross, H. E., Freeman, S. M., Spiegel, L. L., Ren, X. H., Terwilliger, E. F., & Young, L. J. (2009). Variation in oxytocin receptor density in the nucleus accumbens has differential effects on affiliative behaviors in monogamous and polygamous voles. *Journal of Neuroscience*, 29(5), 1312–1318.
- Sabihi, S., Durosko, N. E., Dong, S. M., & Leuner, B. (2014). Oxytocin in the prelimbic medial prefrontal cortex reduces anxiety-like behavior in female and male rats. *Psychoneuroendocrinology*, 45, 31–42.
- Scheele, D., Striepens, N., Kendrick, K. M., Schwering, C., Noelle, J., Wille, A., ... Hurlemann, R. (2014). Opposing effects of oxytocin on moral judgment in males and females. *Human Brain Mapping*, 35(12), 6067–6076.
- Scheele, D., Wille, A., Kendrick, K. M., Stoffel-Wagner, B., Becker, B., Güntürkün, O., ... Hurlemann, R. (2013). Oxytocin enhances brain reward system responses in men viewing the face of their female partner. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 110(50), 20308–20313.
- Shalvi, S., & De Dreu, C. K. W. (2014). Oxytocin promotes group-serving dishonesty. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 111(15), 5503–5507.
- Shamay-Tsoory, S. G., & Abu-Akel, A. (2016). The social salience hypothesis of oxytocin. *Biological Psychiatry*, 79(3), 194–202.
- Shamay-Tsoory, S. G., Abu-Akel, A., Palgi, S., Sulieman, R., Fischer-Shofty, M., Levkovitz, Y., & Decety, J. (2013). Giving peace a chance: Oxytocin increases empathy to pain in the context of the israeli-palestinian conflict. *Psychoneuroendocrinology*, 38(12), 3139–3144.
- Sheng, F., Liu, Q., Li, H., Fang, F., & Han, S. H. (2014). Task modulations of racial bias in neural responses to others' suffering. *NeuroImage*, 88, 263–270.
- Smith, A. S., Ågmo, A., Birnie, A. K., & French, J. A. (2010). Manipulation of the oxytocin system alters social behavior and attraction in pair-bonding primates, *Callithrix penicillata*. *Hormones and Behavior*, 57(2), 255–262.
- Sripada, C. S., Phan, K. L., Labuschagne, I., Welsh, R., Nathan, P. J., & Wood, A. G. (2013). Oxytocin enhances resting-state connectivity between amygdala and medial frontal cortex. *The International Journal of Neuropsychopharmacology*, 16(2), 255–260.
- Stoop, R. (2012). Neuromodulation by oxytocin and vasopressin. *Neuron*, 76(1), 142–159.
- Strang, S., Gerhardt, H., Marsh, N., Oroz, A. S., Hu, Y., Hurlemann, R., & Park, S. Q. (2017). A matter of distance-the effect of oxytocin on social discounting is empathy-dependent. *Psychoneuroendocrinology*, 78, 229–232.
- Ten Velden, F. S., Daughters, K., & De Dreu, C. K. W. (2017). Oxytocin promotes intuitive rather than deliberated cooperation with the in-group. *Hormones & Behavior*, 92, 164–171.
- Theodoridou, A., Rowe, A. C., Penton-Voak, I. S., & Rogers, P. J. (2009). Oxytocin and social perception: Oxytocin increases perceived facial trustworthiness and attractiveness. *Hormones and Behavior*, 56(1), 128–132.
- Tomer, R., Slagter, H. A., Christian, B. T., Fox, A. S., King, C. R., Murali, D., ... Davidson, R. J. (2014). Love to win or hate to lose? Asymmetry of dopamine d2 receptor binding predicts sensitivity to reward versus punishment. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 26(5), 1039–1048.
- Urry, H. L., van Reekum, C. M., Johnstone, T., Kalin, N. H., Thurow, M. E., Schaefer, H. S., ... Davidson, R. J. (2006). Amygdala and ventromedial prefrontal cortex are inversely coupled during regulation of negative affect and predict the diurnal pattern of cortisol secretion among older adults. *Journal of Neuroscience*, 26(16), 4415–4425.
- Veening, J. G., de Jong, T., & Barendregt, H. P. (2010). Oxytocin-messages via the cerebrospinal fluid: Behavioral effects; a review. *Physiology & Behavior*, 101(2), 193–210.
- Williams, J. R., Insel, T. R., Harbaugh, C. R., & Carter, C. S. (1994). Oxytocin administered centrally facilitates formation of a partner preference in female prairie voles (*Microtus ochrogaster*). *Journal of Neuroendocrinology*, 6(3), 247–250.
- Yao, S. X., Zhao, W. H., Cheng, R., Geng, Y. Y., Luo, L. Z., & Kendrick, K. M. (2014). Oxytocin makes females, but not males, less forgiving following betrayal of trust. *The International Journal of Neuropsychopharmacology*,

- 17(11), 1785–1792.
- Zak, P. J., & Barraza, J. A. (2013). The neurobiology of collective action. *Frontiers in Neuroscience*, 7, 211.
- Zak, P. J., Kurzban, R., Ahmadi, S., Swerdloff, R. S., Park, J., Efremidze, L., ... Matzner, W. (2009). Testosterone administration decreases generosity in the ultimatum game. *PLoS One*, 4(12), e8330.
- Zak, P. J., Stanton, A. A., & Ahmadi, S. (2007). Oxytocin increases generosity in humans. *PLoS One*, 2(11), e1128.
- Zink, C. F., & Meyer-Lindenberg, A. (2012). Human neuroimaging of oxytocin and vasopressin in social cognition. *Hormones & Behavior*, 61(3), 400–409.

The effect of oxytocin on social decision-making

ZHANG Xukai¹; YIN Hang¹; LI Peng²; LI Hong^{1,2}

(¹ Research Center of Brain and Cognitive Science, Liaoning Normal University, Dalian 116029, China)

(² Research Centre of Brain Function and Psychological Science, Shenzhen 518060, China)

Abstract: A growing number of studies have recently focused on the functional significance of oxytocin (OT) in human social decision-making. With various experimental paradigms being developed, previous studies have shown that oxytocin (OT) plays an important regulatory role in interpersonal decision-making. In the OT research field, researchers have looked into many aspects of social decision-making, including cooperation and protection, morality, trust, generous behavior. Three possible hypotheses for oxytocin function were proposed to interpret current findings, however, no unified theory has yet been suggested to integrate all the observed phenomena. Future studies should focus on the physiological mechanisms of intranasal OT and receptor gene polymorphisms, take the gender differences into consideration, and establish a more appropriate and testable theoretical model.

Key words: oxytocin; cooperation and protection; morality; trust; generosity